

## 志村義雄\*・松本 定\*: ハヤマシダの雑種性の研究

Yoshio SHIMURA\* & Sadamu MATSUMOTO\*: A study  
on the hybridity of *Asplenium shikokianum*

(Plates II-III)

ハヤマシダ (*Asplenium shikokianum* Makino) は 1899 年, 牧野<sup>1,2)</sup> が高知県高岡郡半山村産の標本をもとにして記載し, 後にこのシダの形態的, 生態的観点から *A. wrightii* Eaton var. *shikokianum* Makino に変更した。田川<sup>3)</sup>はこの種とクルマシダとの間に中間形がなく, 相互に混生し, 個体数のごく少ない理由で, 細胞学的研究の必要性を指摘した。志村<sup>4,6)</sup>はこの孢子の形態観察上, 雑種性の疑いを示唆した。杉本<sup>6)</sup>は佐竹健三のクルマシダ×コウザキンダの雑種説を紹介したが, 佐竹が特に片親をコウザキンダとした根拠については触れていない。志村<sup>7)</sup>は静岡県下のハヤマシダの自生地の生態を調査し, この佐竹説の信ぴょう性を高めた。三井<sup>8)</sup>は細胞学的研究の結果, 雑種であることを発表した。中池<sup>9,10)</sup>は初め雑種に入れたが, 後に種として扱った。

そこで筆者らはハヤマシダ (以下 S と略す) がクルマシダ (以下 W) とコウザキンダ (以下 R) との自然雑種の可能性が強いことを認識した上で, その細胞学的研究を軸と

表 1 材料採集地 (生) は生品, (乾) は標本を使用

種 名 観察項目	ク ル マ シ ダ	ハ ヤ マ シ ダ	コ ウ ザ キ シ ダ
外 部 形 態 (生)	静岡県春野町野尻 葛輪沢	同 県 静 岡 市 A	同県春野町宮川～ 河内
気 孔 (生)	同県天竜市月対岸 の谷	同 左	同 左
孢 子 (乾)	同県静岡市牛妻	同 県 静 岡 市 B	同県静岡市臨濟寺
	同県天竜市月～伊 砂の小松崎	同 県 天 竜 市 B	同 県 清 水 市 興 津

## ハ ヤ マ シ ダ

減数分裂 (生)	静岡県静岡市 A, 同県天竜市 B (両者共, 移植株)
孢子嚢の成熟度 (乾)	同県天竜市 B, 同県天竜市 C, 宮崎県北郷町 B

\* 静岡大学教育学部生物学教室, Department of Biology, Faculty of Education, Shizuoka University, Shizuoka, Japan.

し、各種の形態、分布、生態などを比較検討し、調査研究を行った。次に得られた結果を報告する。

**材料および方法** Sの材料は表1、表3のものを用いた。WとRの材料は表1のものと、その他の産地のものを用いた。

**I. 各種の形態的観察：**材料は生品（生）とおしば標本（乾）を用いた。（生）の形質は典型的な各1個体で代表させ、（乾）のほとんどの形質は各30枚の平均値で相互の類似、相異点を検討した。次に三種を比較するために選ばれたおもな形質とその観察、測定の方方法について列挙する（表2参照）。

a. 葉の長さ、葉長に対する葉身の長さ、最下羽片の基部の幅に対する長さ、最下羽片柄の長さなどを測定した。b. 鱗片の形及び色は葉柄基部のものを用い、グリセリン

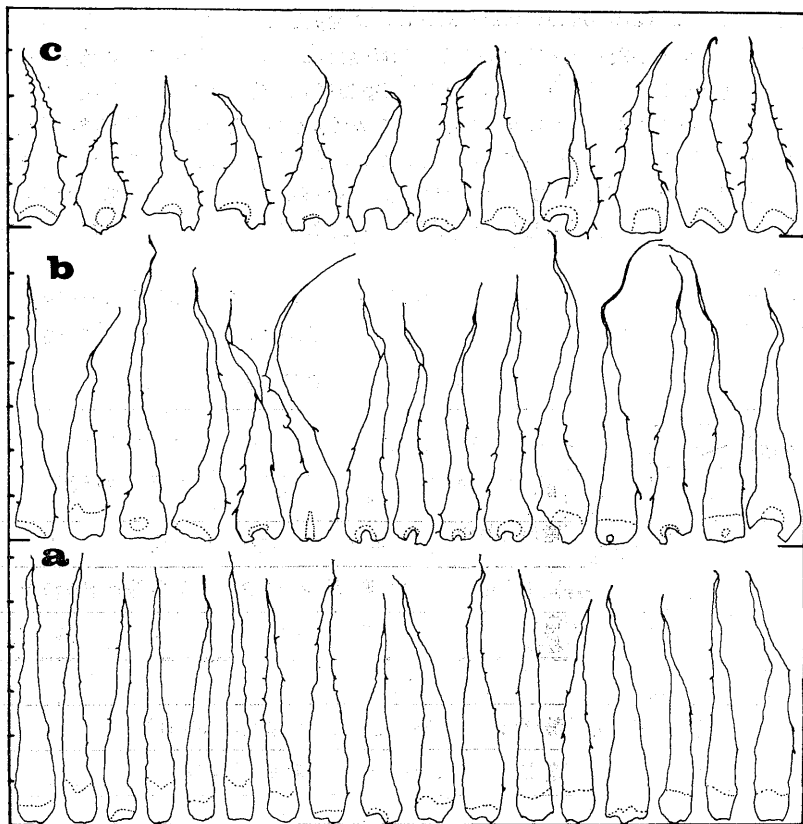


図 1. 葉柄基部鱗片の形態。a: クルマンダ, b: ハヤマンダ, c: コウザキンダ (目盛 1mm)。

封入プレパラートを作成し、スケッチし、そのパターン図作成後、それぞれ比較した。c. 気孔の孔辺細胞の大きさと気孔数の測定は、三種の葉を同一環境下で採集し、ビニール袋に入れ、暗所に1日置いた後、葉身の下から $\frac{1}{3}$ に当る羽片の中央部を用い

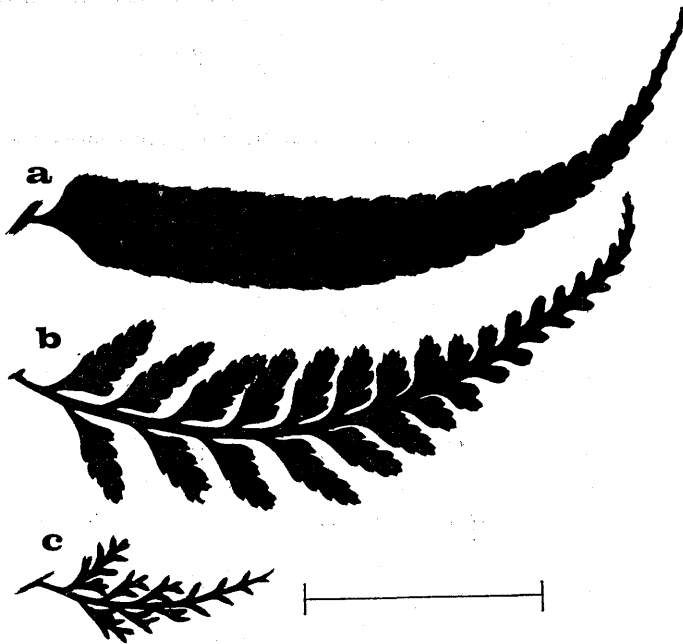


図 2. 葉身の下から $\frac{1}{3}$ に位置する羽片。a: クルマシダ, b: ハヤマシダ, c: コウザシダ (目盛 5cm)。

てスンプ法によりプレパラートを作成した。後者はこの同一資料で特に均等に分布する場所を選び、30ヶ所を測定し、 $1\text{ mm}^2$  当りの数に換算した。d. 葉脈標本はオードジャベル法で作成した。e. 胞子の大きさは永久プレパラートを用い、外膜（突起を含まない）の長径、短径を測定し、各100個の平均値を求めた。

Ⅱ. ハヤマシダの細胞学的観察：a. 減数分裂は材料をカルノア液で固定し、酢酸カーミン染色による押しつぶし法<sup>11)</sup>で観察した。b. おしば標本の孢子稔性及び孢子囊の成熟度調査。前者は各地から集められた現地産及び植栽品のSの標本25点を用いた。後者はこの標本中の成熟したと思われるソーラスから孢子囊を取り出し、その300個中における成熟孢子囊（環帯が完成したもの）の割合を求めた。

Ⅲ. 分布資料及び混生状態の調査から両親種の推定：形態上、第1に日本産チャセ

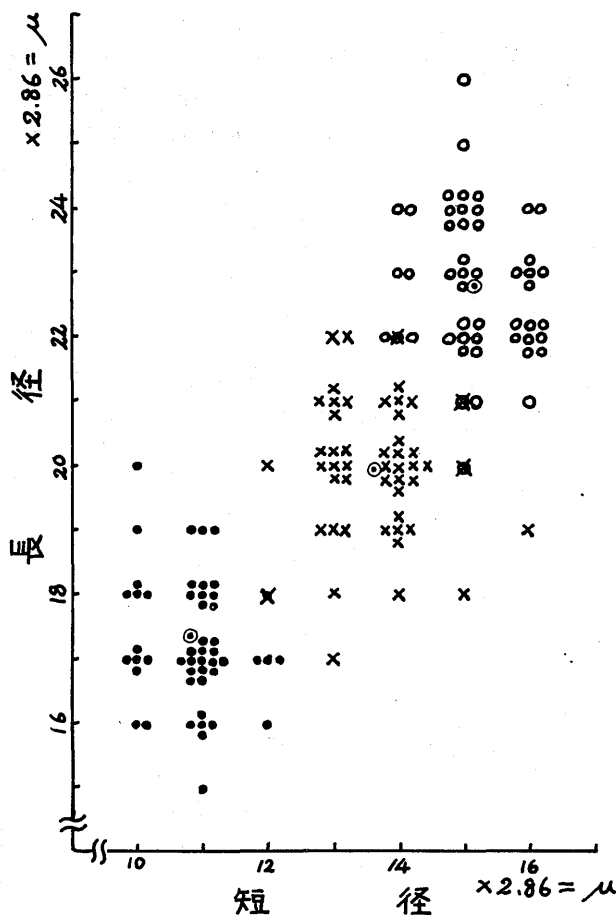


図 3. 孔辺細胞の大きさ。各50個の実測値で示す。○ クルマンダ, × ハヤマンダ  
● ユウザキンダ, ⊙ 平均値。

ンシダ科の南方系及び暖帯性要素のシダ中、W以外で、二回羽状複葉以上の分岐をするシダをとり上げる。第2に日本のSの南限地、奄美大島と北限地、静岡県下に共通に分布する種を選びだす。第3に第1、第2の検討を経て残された種につき、Sの調査及び報告地における混生状態を吟味し、特に静岡県下の自生地の状態を重視し、綿密に調査した。

## 結果および考察

I. 形態的観察 この結果については表2に示してある。調査した21形質のうち

表2 形質の比較

No.	形 質 (生)…生品 (乾)…標本	クルマンダ	ハヤマンダ	コウザキンダ
1	根茎の太さ (生)	太 い	太 い	細 い
2	葉の長さ (cm) (乾)	64.2	64.4	35.0
3	葉身長/葉長×100(%) (乾)	66.7	63.3	52.6
4	鱗片の色 (大形) (生)	濃 褐 色	濃~やや淡 褐色	淡 褐 色
5	" (小形) (生)	濃 褐 色	淡 褐 色	淡 褐 色
6	鱗片の長さ (mm) (生)	5.5	5.9	3.8
7	鱗片の幅 (mm) (生)	0.8	1.0	1.2
8	葉柄背面の色 (生)	黒 褐 色	黒 褐 色	緑色 時に黒褐色
9	羽状葉の分岐 (乾)	単羽状, ま れに深裂	単羽状深裂~ 2回羽状複葉	3回羽状複葉
10	最下羽片に対する 直上羽片の長さ (乾)	長 い	ほぼ同長	短 か い
11	最下羽片の長さ/幅 (基部) (乾)	6.9	3.3	2.3
12	羽片の鋸齒 (乾)	あ り	あ り	な し
13	羽片柄の長さ (mm) (乾)	3.2	6.8	7.0
14	葉質の硬さ (生)	硬 い	やや硬い	柔らかい
15	翼の形成 (生, 乾)	著 し い	著 し い	著 し い
16	葉脈端の形態 (生)	棍 棒 状	線 状	線 状
17	(長径×短径) 孔辺細胞の大きさ (μ) (生)	65.5×43.3	56.6×39.0	49.4×31.0
18	その面積比 (長径×短径) (生)	3.75	2.88	2.
19	気孔の数 (個/mm <sup>2</sup> ) (生)	24.35	28.05	41.55
20	胞子の形 (乾)	定 形	不 定 形	定 形
21	胞子の大きさ (μ) (乾)	35.8×26.5		38.4×31.2

数値は平均値を示す。参照 (No. 6, 7: 図 1. No. 9: 図 2. No. 12: 図 2, Pl. II-1, 2, 3. No. 16: Pl. II-1, 2, 3. No. 17, 18: 図 3. No. 20: Pl. II-4, 5, 6, 7, 8, 9)

No. 20, 21 の項を除いた 19 形質につき、総合的に類似、差異を検討した結果、S の形質は大体 W に近似し、特に肉眼的に明瞭な形質の No. 1, 2, 3, 8, 12 では顕著である。他方 R に似る形質には No. 13, 16, 中間的形質は No. 4, 7, 9, 10, 11, 14, 17, 19, 同程度の共通形質には No. 15 があり、S は形態的に R とかなり密接的關係にあることは見のがせない。

II. ハヤマンダの細胞学的観察 標本における孢子稔性調査の結果、25 点はすべて不稔性だろう (表 3)。それらは孢子囊の発達が非常に悪く、また成熟孢子囊中の孢子はほとんど萎縮し、毛狀の周皮でおおわれ、そのため発芽能力はないだろう。しかし、ごくまれに球形巨大孢子が形成され、発芽能力がありそうに思われた (注. 緒方<sup>14)</sup>はその図版に球形孢子を描いたが、なんらこれを問題にしていない)。また孢子囊の成熟度は天竜市 B が 51.2%、天竜市 C が 18.3%、宮崎県北郷町 B が 17.5% であり、天竜市 B は他の 2 産地の個体より成熟度が良い点が興味深い。

減数分裂の過程で、1 孢子囊中 16 個の孢子細胞が形成され、減数第一分裂中期で、二価染色体は 16~29 個の広がりが見られ、そのうち天竜市 B では、接合型がほぼ 29 II + 158 I の像が観察された (図 4, Pl. III-11, 12)。このように非常に多数の一価染色体

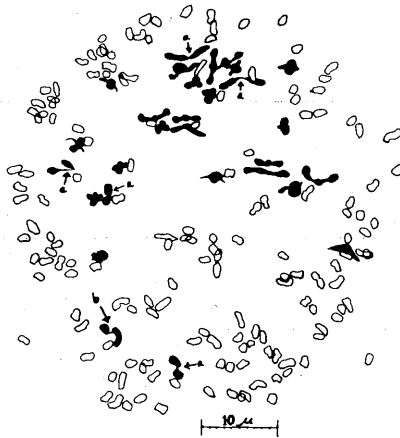


図 4. ハヤマンダの減数分裂における染色体接合。c. 29 II + c. 158 I を示す。a: 末端接合, b: 異形染色体間接合 (Plate III-11 参照)。

の出現を多くの核板で観察したことは注目すべきである。また断片染色体が若干現われた核板も見られた。以後、分裂過程は進行せず、多くは崩壊する。まれに 1 孢子囊中に巨大で、しわのある若い 16 個の孢子が観察された (Pl. III-10)。この結果、大多数の孢子囊は孢子細胞が全く消失し、透明に見え、その発育はこの時点で止まるよう

である。よって成葉のソーラスは赤褐色を呈し、WやRのソーラスのように黒褐色に熟さない。三井<sup>8)</sup>は約170の一価染色体のみを観察し、雑種であるとしたが、この数値からは両親種を推定することはできなかった。ここで本属の基本数が  $X=36$  のため、接合型  $ca. 29II + ca. 158I$  ( $n=ca. 216/2$ ) から、本種は1ゲノム弱の相同染色体を持った六倍体雑種、すなわち  $ABCDEE'$  という構成ゲノムを持った五基六倍体であろう。これは親の推定に重要な論拠を与えられよう。既知の如くWが片親であろうが、他方の親の推定が困難である。三井<sup>8)</sup>はWの染色体数を  $n=144$  の八倍体と報告した。Sが五基六倍体とするとWのゲノム構成は三基又は四基八倍体の可能性が強く、Wには  $2X$ ,  $4X$  のものはなかろう。するとWの種内倍数性の可能性は  $6X$ ,  $8X$ ,  $10X$  の3通りの場合が考えられるので、Sの他の片親は  $6X$ ,  $4X$ ,  $2X$  になろう。ところで既述の三者の孔辺細胞の面積比は  $R:S:W$  が  $2:2.88:3.75$  である点を考慮すれば、Rが  $4X$  (三井<sup>8)</sup>)、Sが  $6X$ 、Wが  $8X$  であるため、倍数性と孔辺細胞の大きさの関係が非常によく一致する。これに関して、竹中<sup>15)</sup> の異質倍数体における気孔細胞の増大率の一般的法則と近似するので、この三株はRが  $4X$ 、Sが  $6X$ 、Wが  $8X$  と思われる。またWとSの中間形として注目された型を杉本<sup>6,13)</sup> は記し、これをWの深裂形とした。筆者らも、それに該当する天竜市月〜伊砂の小松崎産の標本の胞子が定形、大きさも  $36.8 \times 27.5 \mu$  でWとはほぼ同大であり、形態的にもWと近似するので、これを杉本と同様に見なした。形態上、SがWに近似する理由はWが三基または四基八倍体であるため、四倍体のRの遺伝子の発現がおおわれるためであろう。また各葉における翼の形成、Wに深裂形が表われる原因は両者に共有する遺伝的基盤のためかもしれない。以上のことは当該仮定両親種の必要条件を満足し、その上、W以外の片親を  $4X$  とし、 $6X$  及び  $2X$  の可能性を薄くしている。

Ⅲ. 分布資料及び混生地の生態的調査から両親種の推定 前記の形態的、細胞学的見地からSの雑種性はほぼ明らかになり、さらに殆んど不稔性のため、恐らく子孫は不形成だろう。また交雑の確率は両親種の混生地が大であり、当面、その雑種の生育環境として適した場と考えられるので、Sは常に両親種と混生するものと推定し、分布資料を吟味した。Sの分布地は牧野<sup>12)</sup>、大井<sup>16)</sup>、田川<sup>3)</sup>、杉本<sup>6)</sup>、瀬戸<sup>17)</sup>、城戸<sup>18)</sup>、初島<sup>19)</sup>、室屋<sup>20)</sup>、志村<sup>21)</sup>、中池<sup>10)</sup>らにより、本州(静岡県、三重県、和歌山県)、四国(高知県)、奄美大島以北の九州(鹿児島県、熊本県、宮崎県)、台湾?、中国?が報告された。さて日本産チャセンシダ科には現在約40種が知られ、このうち、方法Ⅲの第1、第2の条件を満たすシダは、W以外にトラノオシダ( $n=36$ , 栗田<sup>23)</sup>)、アオガネシダ( $2n=144$ , 川上<sup>24)</sup>)、コウザキンシダ( $n=72$ , 三井<sup>8)</sup>)のみである。しかし、二倍体のトラノオシダは前記細胞学的観点から除外されよう。次に表3のSの29産地ではすべてWとRが混生する。また静岡県下12産地において、アオガネシダの存否を見ると、8産地には自生しなく、残り4産地にはやや離れた場所に見られ、結局アオガネシダは

表 3 ハヤマシダの胞子稔性及び混生種の調査

ハ ヤ マ シ ダ		推定される両親種 の 存 否			調 査 者
標本産地及び採集年	胞子 稔性	クルマ シダ	コウザ キンダ	アオガ ネシダ	
1. 静岡県静岡市A* 1968	—	+	+	—	志村 義雄
2. " 天竜市A '66	—	+	+	—	"
3. " " B '65	—	+	+	(+)	"
4. " " C '53	—	+	+	—	"
5. " " D '71	—	+	+	—	谷関 俊男 富士本久登
6. " " E '66	—	+	+	—	志村
7. " " F '65	—	+	+	—	"
8. " " G '65	—	+	+	—	"
9. " 森町 '71	—	+	+	(+)	谷関 大庭 俊司
10. " 引佐町 '68	—	+	+	—	志村
11. " 竜山村A '67	—	+	+	(+)	"
12. " " B '73	—	+	+	(+)	松田 勝
13. 和歌山県日置川町 '71	—	+	+	?	真砂 久哉
14. " 那智勝浦町 '71	—	+	+	?	"
15. " 古座川町 '72	—	+	+	?	"
16. " 川辺町 '72	—	+	+	?	"
17. 高知県室戸市	?	+	+	?	稲垣 典年
18. " 高知市	?	+	+	?	"
19. " 土佐市	?	+	+	?	"
20. " 土佐清水市A	?	+	+	?	"
21. " " B	?	+	+	?	"
22. " 高岡郡	?	+	+	?	"
23. 宮崎県串間市A '69	?	+	+	?	室屋 滝雄 <sup>20)</sup>



24. 宮崎県串間市 B	1969	?	+	+	?	室屋 滝雄
25. " " C	'69	?	+	+	?	"
26. " " D	'70	?	+	+	?	"
27. " 日南市	'70	?	+	+	?	"
28. " 北郷町 A	'70	?	+	+	?	"
29. " " B	'73	—	+	+	?	志村

\* 自然保護上、絶滅を恐れるので詳細な産地名はあげないことにする。

この12産地に全く混生しない。以上の2観点から、Sの片親として、アオガネシダは否定され、Rのみが肯定されよう。さらにSの北限地、静岡県下の自生地ではWとR以外で、2回羽状複葉以上分岐するチャセンシダ科の種は殆んど混生しない (Pl. III-13 はR, S, Wの混生の典型的例である)。

以上の論議した諸観点から、ハヤマシダは自然雑種であり、その両親種はクルマシダとコウザキンシダであろう。

本研究に当り、和歌山県、高知県の各ハヤマシダの標本及び混生状態のデータを送られた真砂久哉氏 (和歌山県) 及び稲垣典年氏 (高知県)、並びに静岡県下のハヤマシダの新産地発見及びその標本を送られた各位の御協力に対し、それぞれ深謝の意を表する。

### 参 考 文 献

- 1) 牧野富太郎 1899. 植雑 13: 13.
- 2) — 1901. 新撰日本植物図説 1: 10.
- 3) 田川基二 1957. 原色日本羊歯植物図鑑 150 & 179.
- 4) 志村義雄 1962. 日本シダの会々報 1: 395.
- 5) — 1966. 日本シダの会々報 1: 588.
- 6) 杉本順一 1966. 日本草本植物総検索誌 シダ編 352.
- 7) 志村義雄 1968. 北陸の植物 16: 82.
- 8) Mitui, K. 1968. Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daigaku, Sec. B. 13: 285-333.
- 9) 中池敏之 1970. シダ雑種の索引, 4.
- 10) Nakaike, T. 1975. Enum. Pterid. Jap. Filicales 107-108.
- 11) Manton, I. 1950. Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyta.
- 12) 牧野富太郎 1975. 牧野新日本植物図鑑 41.
- 13) 杉本順一 1966. 日本シダの会々報 1: 589.
- 14) 緒方正資 1933. 日本羊歯類図集 5: Pl. 209.
- 15) 竹中要 1922. 農学綜報, 第一輯: 85-139.
- 16) 大井次三郎 1957. 日本植物誌 シダ篇 141.
- 17) 瀬戸剛 1964. 大阪市立自然科学博物館研究報告 17: 33-68.
- 18) 城戸正幸 1967. 日本シダの会々報 1: 632.

- 19) 初島住彦 1971. 琉球植物誌 199.      20) 室屋滝雄 1971. 日本シダの会々報 2: 60.  
 21) 志村義雄 1972. 日本シダ植物生態写真集成 Pl. 461.      22) 台湾植物誌  
 編輯委員会 1975. Flora of Taiwan.      23) 栗田子郎 1960. 植研 35: 269-272.  
 24) 川上昭吾 1970. 植雑 83: 74-81.

### Summary

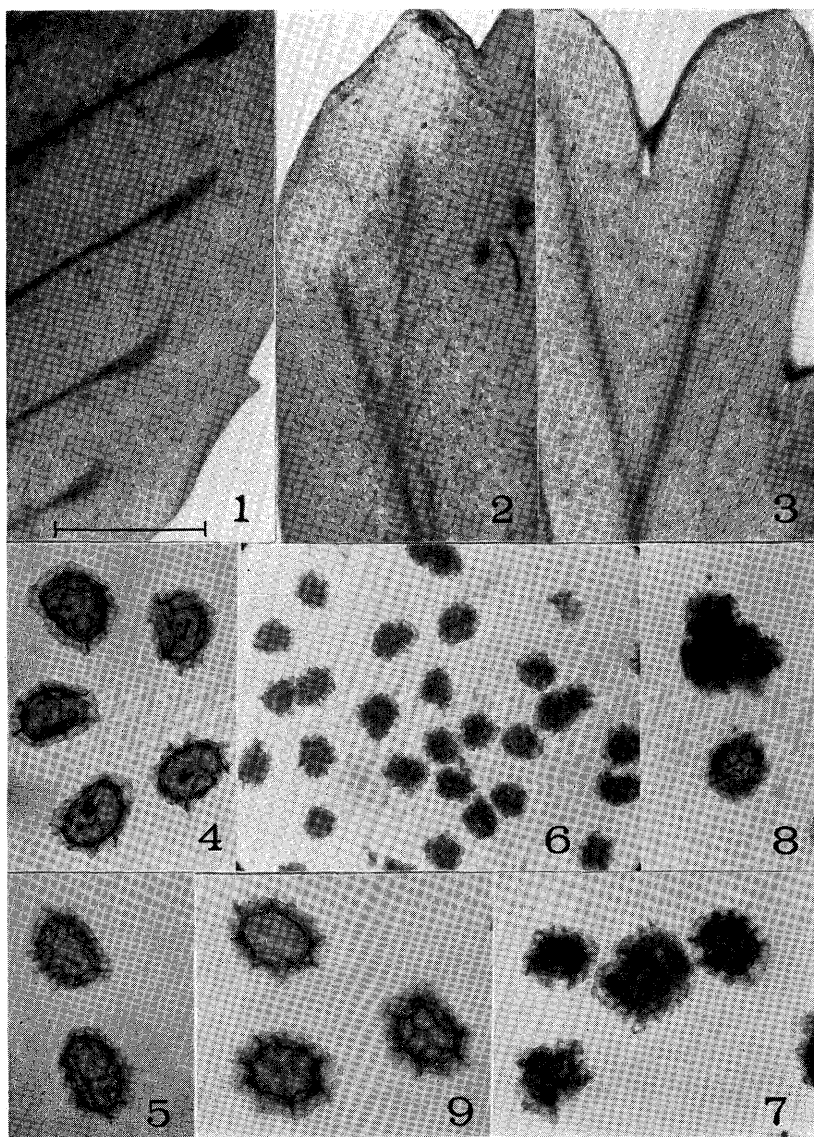
In meiosis of chromosomes of *Asplenium shikokianum* Makino approximately 16-29 bivalents and 184-158 univalents are found, and in total ca. 216 chromosomes occur, thus it seems to be a hexaploid hybrid. The spores of this fern are mostly irregular, and a few of them are large and spherical in shape. A large number of the sporangia are immature.

In six characters of the leaf, the external shape of frond, the lobation and texture of lamina, the ratio of the length to the breadth of the basal part of the lowest pinna, the shape of scales on the lowest part of petiole and the size of stoma, this fern is mostly intermediate between *A. wrightii* and *A. ritoense*. Also this fern is always growing with *A. wrightii* and *A. ritoense* at twenty nine habitats in Japan. Therefore, *A. shikokianum* may be a natural hybrid between *A. wrightii* ( $n=144$ ) and *A. ritoense* ( $n=72$ ).

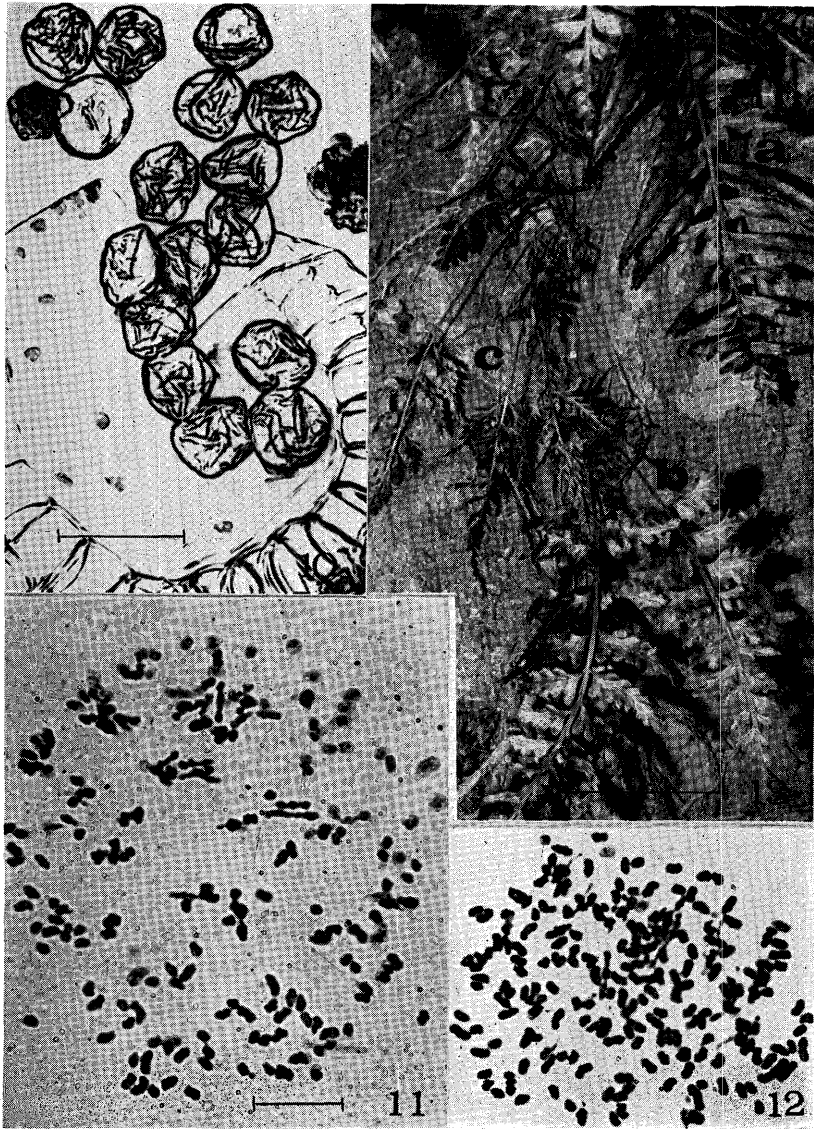
### プレートの説明

プレートⅡ 1-3. 葉脈端の形態 (目盛 1 mm): 1, クルマンダ (棍棒状), 2, ハヤマシダ (線状), 3, コウザキンダ (線状). 4-9. 胞子の形: 4, クルマンダ ( $\times 300$ ), 5, クルマンダの深裂形 ( $\times 300$ ), 6, ハヤマシダ (不定形胞子  $\times 150$ ), 7, ハヤマシダ (不定形胞子  $\times 300$ ), 8, ハヤマシダ (不定形胞子と巨大胞子  $\times 150$ ), 9, コウザキンダ ( $\times 300$ ).

プレートⅢ 10. ハヤマシダの 1 胞子囊中に形成された 16 個の巨大な若い胞子 (目盛  $100\mu$ ). 11. ハヤマシダの減数第一分裂中期に観察される染色体, c. 29Ⅱ + c. 158Ⅰ, (天竜市B産) 図3参照 (目盛  $10\mu$ ). 12. 同上の別核板, c. 26Ⅱ + c. 164Ⅰ + 3f, (f: fragment). 13. クルマンダ (a), ハヤマシダ (b) 及びコウザキンダ (c) の混生状態 (目盛 10 cm), 静岡県天竜市E産 (1976年1月8日撮影).



志村・松本： ハヤマシダの雑種性



志村・松本： ハヤマンダの雑種性